云 南 植 物 研 究 2008，30 (1)：51～63
Acta Botanica Yunnanica DOI: 10.3724/SP. J. 1143. 2008. 07102

东亚帚菊木族及其相关类群的叶表皮形态比较*

林娜娜[1,2]，王 红[1**]，李德铢[1]
(1 中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学重点实验室，云南 昆明 650204；
2 中国科学院研究生院，北京 100049)

摘要：在光学显微镜和扫描电镜下，对东亚地区帚菊木族及其南美相关类群共 12 属 31 个种的叶表皮进行了观察。研究发现气孔器普遍存在于叶的下表皮，少数种的上表皮也有分布，气孔器主要为星型和无规则型两种类型。叶表皮细胞为多边形和不规则形，垂周壁平直弓形、浅波状或波浪状。气孔器表面观为椭圆形和近圆形，气孔外拱盖内缘近平滑至浅波状，其中 *Macroclinidium* 较为特殊，具有双层气孔外拱盖。叶表面通常光滑无蜡质或角质，部分种叶表面具薄片状或层状蜡质。研究表明，叶表皮特征在种间一致性较高，但在属间，特别是属群和亚族间存在一定差异。

关键词：帚菊木族；叶表皮；比较形态学；东亚；南美
中图分类号：Q 944 **文献标识码**：A **文章编号**：0253-2700 (2008) 01-051-13

Comparative Morphology of Leaf Epidermis of the Tribe *Mutisieae* (Compositae) in East Asia and Its Related Groups

LIN Na-Na[1,2]，WANG Hong[1**]，LI De-Zhu[1]
(1 *Key Laboratory of Biodiversity and Biogeography*，*Kunming Institute of Botany*，*Chinese Academy of Sciences*，Kunming 650204，China；
2 *Graduate University of Chinese Academy of Sciences*，Beijing 100049，China)

Abstract: Leaf epidermis of 31 species belonging to 12 genera of the tribe *Mutisieae* from both East Asia and South America was investigated by light microscopy (LM) and scanning electron microscopy (SEM). It was shown that the stomatal apparatus was mainly staurocytic and anomocytic，and presented in abaxial epiderimis of all studied species and in the adaxial epidermis of some species. The leaf epidermal cells were usually polygonal or irregular bearing with the anticlinal walls straight or arched，sinuolate，sinuous to sinuate. The major shapes of stomatal apparatus were elliptical or nearly rounded，the inner margin of the outer stomatal rim ranged from nearly-smooth to sinuolate，the outer stomatal rim of *Macroclinidium* was two pairs and quite different from other species. The leaf surface is mostly smooth and no waxy or corneous types；however there are some species with the surface covered with ridges of wax or waxy types. The result showed that the characters of leaf epidermis were little difference among species but can serve as a criterion for distinguishing among genera，in particular among generic groups and subtribs.

Key words: Leaf epidermis；Comparative morphology；Mutisieae；East Asia；South America

帚菊木族（Tribe *Mutisieae* Cass.）是菊科较基部的一个重要类群。在 Kubitzki（2007）最近出版的菊科分类专著中，该族包含 7 属群，5 亚族，共 82 属 950 多种。中南美洲是帚木菊族的分布中心，此外，在北美、非洲和亚洲也有分布，仅有一个属分布到大洋洲。东亚地区分布的

* 基金项目：国家自然科学基金项目 (30670160) 资助
** 通讯作者：Author for correspondence；E-mail：wanghong@mail.kib.ac.cn
收稿日期：2007-05-06，2007-10-08 接受发表
作者简介：林娜娜 (1979-) 女，在读博士研究生，主要从事植物系统分类学研究。E-mail：linnana@mail.kib.ac.cn

帚菊木族包括了9个属：即兔儿风属（*Ainsliaea* DC.）、白菊木属（*Leucomeris* D. Don）、帚菊属（*Pertya* Sch.-Bip.）、蚂蚱腿子属（*Myripnois* Bunge）、栌菊木属（*Nouelia* Franch.）、大丁草属（*Leibnitzia* Cass.）、扶郎花属（*Gerbera* L.）、*Uechritzia* Freyn 和 *Macroclinidium* Maxim，其中蚂蚱腿子属和栌菊木属为中国特有的单型属。按照 Kubitzki (2007) 的分类系统，这些属分别隶属于两个属群和一个亚族：即帚菊属群（*Pertya* group）、栌菊木属群（*Nouelia* group）和扶郎花亚族（Subtribe *Gerberinae*）。

长期以来，帚菊木族的亚族、属间关系较为混乱。在东亚分布的两个属群中，帚菊木群包括兔儿风属、帚菊属、蚂蚱腿子属和 *Macroclinidium*，其中 *Macroclinidium* 是日本特有属，它的系统位置较为特殊；Makino 曾将其放入帚菊属中，作为其中的一个组（Sect. *Macroclinidium*）（程用谦，1996）。而栌菊木群中，白菊木属曾被归并入 *Gochnatia* (Lessing，1832)，后来的一些学者都沿用了这个处理（Bentham，1873；Hoffmann，1890；Cabrera，1971；Bremer，1994）。最近 Kubitzki (2007) 将白菊木属又恢复成一个独立的属（即 *Leucomeris*），并与中国特有的单型属—栌菊木属共同组成了栌菊木群（*Nouelia* group）。栌菊木（*Nouelia insignis* Franch.）除花序外，在外部形态特征上与白菊木非常相似，均为落叶小乔木，并且在地理分布上有一定的重叠。Bremer (1994) 认为两者有较近的亲缘关系。然而，由于白菊木的两性花为辐射对称，而栌菊木则为两侧对称，因此，在 Hoffmann (1890) 分类系统中将它们分别放到两个不同的亚族中。分布于南美的 *Gochnatia* 是帚菊木族最大的属，Cabrera (1971) 和 Freire (2002) 曾将白菊木属置于 *Gochnatia* 属下作为一个组（Sect. *Leucomeris*）。在扶郎花亚族（Subtribe *Gerberinae*）中，Jeffrey (1967) 从中分离出 *Chaptalia*、毛大丁草属（*Piloselloides*）和扶郎花属3个属，并认为 *Chaptalia* 和毛大丁草属互为姐妹群关系。而 Hansen (1985) 则将毛大丁草属并入扶郎花属中，作为扶郎花属下的一个系处理。

尽管有关学者对帚菊木族的分类和系统学做了许多研究，但无论是其亚族、属间的关系，还是属下种间都存在较多的问题。如兔儿风属及帚菊属的属下分类；白菊木属、栌菊木属以及 *Gochnatia* 之间的关系；广义大丁草属的分与合等都亟待进行较全面的系统学研究。到目前为止，东亚地区帚菊木族叶表皮的形态学研究资料仍为空白。本研究利用光学显微镜和扫描电镜对东亚地区帚菊木族及其与南美相关类群12属31个种的叶表皮特征进行了观察和研究，以期为帚菊木族的形态学研究提供基础资料，并为进一步探讨帚菊木族的系统与进化关系提供重要依据。

1 材料与方法

本研究共选取了12属31个种，大多数种的材料采自野外，少数种的材料取自腊叶标本。凭证标本均存于中国科学院昆明植物研究所标本馆 (KUN)、美国密苏里植物园标本馆 (MO) 和阿根廷科学院植物研究所标本馆 (LP)（表1）。取样主要依据 Kubitzki (2007) 系统，属下分类单位则参考程用谦 (1996)。

用于光学显微镜观察的叶片，叶面积较大的剪成1 cm×1 cm 的小块，叶片较小的则使用完整的叶片，如针叶帚菊（*Pertya phylicoides* J. F. Jeffrey）和昆明帚菊（*P. bodinieri* Vaniot）。将材料浸泡于 Jeffrey 溶液 (10%铬酸和10%硝酸混合) 中放置12～24 h，直至叶上下表皮与叶肉分离，用蒸馏水冲洗后剥离上下表皮；用1%番红水溶液染色，蒸馏水临时封片，显微镜下照相。为了检测叶表皮结构的一致性，每个种至少选取3～6张制片，或来自同种不同的叶片或同一叶片不同部位。用于扫描电镜观察的材料，先用蒸馏水冲洗干净，干后将其剪成小块粘在双面胶纸上，表皮毛较多的叶片粘贴前先用刀片将其刮除，镀膜后在 KYKY-1000B 扫描电镜下观察照相。描述特征所用术语参考 Wilkinson (1979)、Dilcher (1974) 和 Baranova (1987，1992)。

2 观察结果

在光学显微镜和扫描电子显微镜下观察的叶表皮特征总结于表2中 (图版Ⅰ～Ⅴ)。

2.1 栌菊木属群及其相关类群

包括 *Gochnatia barrosii*、*Goch. hypoleuc*、*Goch.-polymorpha*、*Goch. vernonioides*、*Leucomeris decora*、*Nouelia insignis* 和 *Onoseris albicans* 7个种。

A 叶表皮细胞：所观察7个种的叶表皮细胞在光学显微镜下通常为多边形和不规则形。上表皮多边形较多，占所观察种的2 3，下表皮细胞基本为不规则形，仅有 *Goch. polymorpha* 例外，

表 1　材料来源

Table 1　List of studied materials

分类群 Taxa	采集地 Locality	凭证标本 Voucher	存放地 Herbarium
1 . **帚菊属群** ***Pertya* group**			
狭叶兔儿风 *Ainsliaea angustifolia*	云南德钦 Deqin，Yunnan	王红、林娜娜 (Wang H ., Lin N . N .) 2004-199	KUN
心叶兔儿风 *A. bonatii*	云南丽江 Lijiang，Yunnan	林娜娜、张书东 (Lin N . N ., Zhang S . D .) 01-006	KUN
异叶兔儿风 *A. foliosa*	云南德钦 Deqin，Yunnan	王红、林娜娜 (Wang H ., Lin N . N .) 2004-219	KUN
杏香兔儿风 *A. fragrans*	安徽黄山 Huangshan，Anhui	曾春霞等 (Zeng C . X . *et al.*) 01-031	KUN
黄毛兔儿风 *A. fulvipes*	云南巧家 Qiaojia，Yunnan	张书东、林娜娜 (Zhang S . D ., Lin N . N .) 03-1420	KUN
异花兔儿风 *A. heterantha*	云南巧家 Qiaojia，Yunnan	王红、张书东、林娜娜 (Wang H ., Zhang S . D ., Lin N . N .) 03-0585	KUN
宽叶兔儿风 *A. latifolia*	云南昆明 Kunming，Yunnan	林娜娜、张书东 (Lin N . N ., Zhang S . D .) 01-016	KUN
灯台兔儿风 *A. macroclinidioides*	安徽黄山 Huangshan，Anhui	曾春霞等 (Zeng C . X . *et al.*) 01-030	KUN
腋花兔儿风 *A. pertyoides*	云南昆明 Kunming，Yunnan	林娜娜、张书东 (Lin N . N ., Zhang S . D .) 01-020	KUN
云南兔儿风 *A. yunnanensis*	云南丽江 Lijiang，Yunnan	林娜娜、张书东 (Lin N . N ., Zhang S . D .) 01-011	KUN
Macroclinidium rigidulum	Mt . Nanazugadake，Japan	T . Nemoto 3571	KUN
M. robustum	Kannan-yama，Japan	T . Yamazaki 3058	KUN
蚂蚱腿子 *Myripnois dioica*	北京香山 Xiangshan，Beijin	陆露等 (Lu L . *et al.*) 01-022	KUN
昆明帚菊 *Pertya bodinieri*	云南安宁 Anning，Yunnan	张书东 (Zhang S . D .) 01-032	KUN
疏花帚菊 *P. corymbosa*	广西 Guangxi	Chen Zhao-yu 53707	KUN
两色帚菊 *P. discolor*	甘肃夏河 Xiahe，Gansu	林娜娜、郁文彬 (Lin N . N ., Yu W . B .) 01-028	KUN
针叶帚菊 *P. phylicoides*	云南尼西 Nixi，Yunnan	王红、林娜娜 (Wang H ., Lin N . N .) 04-182	KUN
华帚菊 *P. sinensis*	陕西太白山 Taibaishan，Shanxi	林娜娜、郁文彬 (Lin N . N ., Yu W . B .) 01-024	KUN
2 . **扶郎花亚族 Subtribe *Gerberinae***			
Chaptalia tomentosa	Appalachichola National Forest，Liberty county，Florida，USA	F . H . Utech & M . Ohara 83-0018	KUN
钩苞扶郎花 *Gerbera delavayi*	西藏江达至德格 Jiangda to Dege，Xizang	郁文彬、张书东、吴丁 (Yu W . B ., Zhang S . D ., Wu D .) 136	KUN
毛大丁草 *G. piloselloides*	云南昆明 Kunming，Yunnan	林娜娜、张书东 (Lin N . N ., Zhang S . D .) 01-015	KUN
大丁草 *Leibnitzia anandria*	云南巧家 Qiaojia，Yunnan	林娜娜、张书东 (Lin N . N ., Zhang S . D .) 03-1417	KUN
长喙大丁草 *L. nepalensis*	云南香格里拉那帕海 Napahai，Xianggelila，Yunnan	王红、林娜娜 (Wang H ., Lin N . N .) 2004-190	KUN
红缨大丁草 *L. ruficoma*	云南丽江 Lijiang，Yunnan	王红、林娜娜 (Wang H ., Lin N . N .) 2004-253	KUN
3 . **Subtribe *Gochnatiinae***			
Gochnatia barrosii	Amambay，Estancia Aramburu Cue，Paraguay	N . Soria 4526	MO
Goch. hypoleuca	Zaragoza，Mexico	P . Tenorio 2239	MO
Goch. polymorpha	Amambay，Parque Nacional Cerro Corá，Cerca de la Col . Paraguay	N . Soria 6097	MO
Goch. vernonioides	Balsas-Chachapoyas，Amazonas，Peru	A . Sagastegui 7487	LP
4 . **栌菊木属群** ***Nouelia* group**			
白菊木 *Leucomeris decora*	云南大理 Dali，Yunnan	林娜娜、龚洵 (Lin N . N ., Gong X .) 01-002	KUN
栌菊木 *Nouelia insignis*	云南江川 Jiangchuan，Yunnan	林娜娜 (Lin N . N .) 01-004-3	KUN
5 . **Subtribe *Mutisiinae***			
Onoseris albicans	E of Cocachacra，Peru	R . M . King & L . Joseph 8999	MO

为多边形。叶表皮细胞垂周壁可分为 3 种类型，即 1) 平直至弓形，见于 *Goch. hypoleuca* (图版Ⅰ：12)，*Goch. polymorpha* (图版Ⅱ：19～20)，*L. decora* (图版Ⅰ：4)，*N. insignis* (图版Ⅰ：8)，*Onoseris albicans* (图版Ⅱ：27)；2) 浅波状：见于 *Goch. barrosii* (图版Ⅰ：15，图版Ⅱ：16)，*Goch. vernonioides* (图版Ⅱ：23～24)，*L. decora* (图版Ⅰ：3)，*N. insignis* (图版Ⅰ：7)，*Onoseris albicans* (图版Ⅱ：27)；3) 波状：仅存在于 *Goch. hypoleuca* (图版Ⅰ：11) 中。

表 2　叶表皮主要形态特征

Table 2　Characters of leaf epidermis for the species

分类群 Taxon	上表皮 Upper epidermis		下表皮 Lower epidermis		气孔器 Stomatal apparatus					图版 Plate
	细胞形态 Cell shapes	垂周壁式样 Pattern of anticlinal walls	细胞形态 Cell shapes	垂周壁式样 Pattern of anticlinal walls	气孔大小 Size of stomata (μm²)	单位面积气孔数 Stomata number (cm²)	气孔器类型 Stomata type	气孔外拱盖内缘 Inner mangin of outer stomatal rim	气孔形状 Shape of stomata	
Subtribe *Gochnatiinae*										
Gochnatia barrosii	+	**	+	**	27.69×19.23	413.1	anomocytic	erose	elliptical	Ⅰ: 13～15; Ⅱ: 16
Goch. hypoleuca	++	-	+	*	20.04×18.15	550	anomocytic	smooth	nearly rounded	Ⅰ: 9～12
Goch. polymorpha	++	-	++	-	27.53×18.82	302.35	cyclocytic	smooth	nearly rounded	Ⅱ: 17～20
Goch. vernonioides	+	**	+	**	18.33×16.67	317		smooth	nearly rounded	Ⅱ: 21～24
Nouelia group										
Leucomeris decora	++	-	+	**	17.97×8.13	200～300	anomocytic	smooth	elliptical	Ⅰ: 1～4
Nouelia insignis	++	-	+	**	23.7×12.38	225	anomocytic	smooth	nearly rounded	Ⅰ: 5～8
Subtribe *Mutisiinae*										
Onoseris albicans	++	-	+	**	22.31×21.54	274.7	staurocytic	erose	nearly rounded	Ⅱ: 25～27
Pertya group										
Ainsliaea angustifolia	+	*	+	*	29.32×18.08	183	staurocytic	erose	elliptical	
A. bonatii	+	*	+	*	17.57×6.8	71.52	anomocytic	erose	elliptical	
A. foliosa	+	**	+	*	20.33×13.5	166		erose	nearly rounded	
A. fragrans	+	*	+	*	31.54×23.8	250	staurocytic		elliptical	
A. fulvipes	+	*	+	*	16.42×14.80	130	staurocytic	erose	nearly rounded	
A. heterantha	+	*	+	*	23.2×17.9	266.7	staurocytic	erose	elliptical	Ⅱ: 28～30
A. latifolia	+	*	+	*	14.02×8.85		anomocytic	erose	elliptical	
A. macroclinidioides	+	*	+	*	22.24×12.93	53.3	anomocytic	erose	elliptical	Ⅲ: 35～38
A. pertyoides	+	*	*	*	22.94×19.11	200			nearly rounded	Ⅲ: 39、40
A. yunnanensis	+	**	+	**	15.11×11.36	354	staurocytic	smooth	nearly rounded	Ⅲ: 31～34
Macroclinidium rigidulum	+	*	+	*	18.16×11.79	31.25	anomocytic	erose	elliptical	Ⅲ: 41～44
M. robustum	+	*	+	*	21.5×16.93	70.83	anomocytic	erose	elliptical	
Myripnois dioica	++	-	+	*	18.5×11.31	450	staurocytic	smooth	elliptical	Ⅲ: 45; Ⅳ: 46～48
Pertya bodinieri	+	*	+	*	24.76×20.03	111	anomocytic	smooth	elliptical	
P. corymbosa	+	*	+	*	27.21×20.37	125	anomocytic	smooth	elliptical	
P. discolor	++	-	++	-	11.17×9.13	140	staurocytic	erose	nearly rounded	
P. phylicoides	+	**	+	*	25.93×15.67	145.8	cyclocytic	smooth	nearly rounded	Ⅳ: 53～55
P. sinensis	+	**	+	*	26.77×17.05	50	staurocytic	erose	elliptical	Ⅳ: 49～52
Subtuibe *Gerberinae*										
Chaptalia tomentosa	++	-	+	**	27.65×21.33	125	staurocytic		elliptical	
Gerbera delavayi	+	**	+	*	37.69×32.67	166.67	anomocytic		elliptical	Ⅴ: 67～69
G. piloselloides	+	*	+	*	25.19×11.08	83	staurocytic	erose	elliptical	Ⅳ: 56～59
Leibnitzia anandria	++	-	+	*	17.82×12.8	250	anomocytic	erose	nearly rounded	Ⅳ: 60; Ⅴ: 61～63
L. nepalensis	+	**	+	*	21.41×11.59	33	anomocytic		elliptical	
L. ruficoma	+	**	+	*	20.37×12.04	300	staurocytic	smooth	elliptical	Ⅴ: 64～66

注: +: 不规则; ++: 多角形; -: 平直弓形; *: 波浪状; **: 浅波状; : 空缺。(Note: +: irregular; ++: polygonal; -: arched to straight; *: sinuous; **: sinuolate; : unknown)

B 蜡质：有 4 个种叶片表面有蜡质，如 *L. decora* 仅上表皮有分散的薄片状蜡质，*N. insignis* 则上下表皮均有分散的薄片状蜡质；*Onoseris albicans* 在上表皮细胞垂周壁边缘上着生有薄片状蜡质；另外，在 *Gochnatia* 中除 *Goch. polymorpha* 上下表皮表面有较厚的蜡层外；其余 3 种叶表面光滑无蜡质。

C 叶片附属物：在 *Gochnatia* 中叶片附属物多样化，如 *Goch. hypoleuca*，*Goch. vernonioides* 下表皮有腺质毛状体分布，*Goch. barrosii* 上下表皮有贮水细胞，而 *Goch. polymorpha*，*Goch. vernonioides* 上表皮有乳突存在。

D 气孔器：所观察大多数种的气孔器均分布于叶片下表皮，仅 *Onoseris albicans* 上下表皮均有气孔器分布，但上表皮较稀疏。*Onoseris albicans* 为星型，*Goch. polymorpha* 为环型，而 *Goch. vernonioides* 因密集的条纹状角质膜而未判断出气孔器类型；其余 4 个种的气孔器均为无规则型。气孔器的大小种内变化不大，种间有一定差异，单位面积（1 cm^2）气孔数差异较大，观察发现 *L. decora* 和 *N. insignis* 单位面积内气孔数量较少。所观察的种除 *L. decora* 和 *Goch. vernonioides* 的气孔器与表面相平外，其余种气孔器均明显隆起并高出叶表面。

2.2　帚菊属群

包括 *Ainsliaea angustifolia*、*A. bonatii*、*A. foliosa*、*A. fragrans*、*A. fulvipes*、*A. heterantha*、*A. latifolia*、*A. macroclinidioides*、*A. pertyoides*、*A. yunnanensis*、*Macroclinidium rigidulum*、*M. robustum*、*Myripnois dioica*、*Pertya bodinieri*、*P. corymbosa*、*P. discolor*、*P. phylicoides* 和 *P. sinensis* 18 个种。

A 叶表皮细胞：所观察种的上下表皮细胞基本为不规则形，仅有 2 个种即 *Myripnois dioica*（图版Ⅲ：45）和 *P. discolor*（图版Ⅳ：53）为多边形。上表皮细胞垂周壁式样基本为波浪状，占观察种总数的 2 3 以上，共有 12 种，即 *A. angustifolia*、*A. bonatii*、*A. fragrans*、*A. fulvipes*、*A. heterantha*（图版Ⅱ：28）、*A. latifolia*、*A. macroclinidioides*（图版Ⅲ：35）、*A. pertyoides*（图版Ⅲ：39）、*Macroclinidium rigidulum*（图版Ⅲ：41）、*M. robustum*、*Pertya bodinieri* 和 *P. corymbosa*。少量为浅波状，如 *A. foliosa*、*A. yunnanensis*（图版Ⅲ：31）、*P. phylicoides*（图版Ⅳ：53）和 *P. sinensis*（图版Ⅳ：49）4 种。下表皮细胞垂周壁式样除 *A. yunnanensis*（图版Ⅲ：32）和 *P. discolor* 2 种分别为浅波状和平直弓形外，其余种均为波浪状。

B 蜡质或角质：大多数种表面均光滑无覆盖物，仅 *A. pertyoides*（图版Ⅲ：40）、*P. bodinieri* 和 *P. phylicoides* 3 个种表面覆盖有较厚的条纹状的角质层。

C 气孔器：所观察种中只有 *A. yunnanensis*（图版Ⅲ：32～33）上下表皮均有气孔分布，其上表皮气孔较稀疏且较小。其余种均仅下表皮有气孔分布，其中 *A. foliosa*、*A. pertyoides* 气孔器类型不明显，*Pertya phylicoides* 气孔器为环型；剩余种分属于无规则型和星型两类，其中无规则型有 *A. bonatii*、*A. latifolia*、*A. macroclinidioides*、*M. rigidulum*、*M. robustum*、*Pertya bodinieri* 和 *P. corymbosa* 7 种，星型有 *A. angustifolia*、*A. fragrans*、*A. fulvipes*、*A. heterantha*、*A. yunnanensis*、*Myripnois dioica*、*P. discolor* 和 *P. sinensis* 8 种。较为特殊的是有 7 个种气孔外缘密集的细沟形成向外延伸的翼，分别是 *Ainsliaea macroclinidioides*、*A. yunnanensis*、*M. rigidulum*、*M. robustum*、*Myripnois dioica*、*P. corymbosa* 和 *P. sinensis*。此外，*P. phylicoides*（图版Ⅳ：55）气孔外缘有密集环形的细沟。值得注意的是，*M. rigidulum* 和 *M. robustum* 两个种具有双层的气孔外拱盖（outer stomatal ledge or rim）（图版Ⅲ：44），这与其它属完全不同。

2.3　扶郎花亚族

包括 *Chaptalia tomentosa*、*Gerbera delavayi*、*G. piloselloides*、*Leibnitzia anandria*、*L. nepalensis* 和 *L. ruficoma* 6 种。

A 叶表皮细胞：所观察 4 种上下表皮细胞多为不规则状，而 *C. tomentosa* 和 *L. anandria*（图版Ⅴ：61）例外，为多边形。

垂周壁式样：为平直至弓形，浅波状和波浪状。上表皮细胞多为弓形平直或浅波状，仅有 *G. piloselloides*（图版Ⅳ：56）为波浪状。而下表皮细胞多为波浪状，仅有 *C. tomentosa* 为浅波状。

B 蜡质或角质：所观察种上表皮光滑无角质或有蜡质覆盖，而 *L. anandria*（图版Ⅴ：63）和 *L. ruficoma*（图版Ⅴ：66）下表皮密被分散的颗粒状蜡质。

C 气孔器：在 *C. tomentosa*、*G. delavayi* 和 *G. piloselloides* 3 个种，仅下表皮有气孔分布，而 *L. anandria*（图版Ⅳ：60、图版Ⅴ：61）、*L. nepalensis* 和 *L. ruficoma*（图版Ⅴ：64～65）上下表皮均有气孔分布，但上表皮气孔较小且稀疏。气孔器类型有无规则型和星型两种，其中 *G. delavayi*、*L. anandria* 和 *L. nepalensis* 气孔器为无规则型，*C. tomentosa*、*G. piloselloides* 和 *L. ruficoma* 为星型气孔器。

3 讨论

3.1 栌菊木属群及其相关类群

研究的 7 个种分别代表白菊木属、栌菊木属以及 *Gochnatia* 和 *Onoseris* 两个相关的属。结果表明白菊木属和栌菊木属的叶表皮特征有更多的相似之处，两者上下表皮细胞特征、气孔类型、分布状况、单位面积气孔数均较一致，此外，两者叶片均无腺质毛状体、贮水细胞、乳突等附属物，而是覆盖有相似的薄片状蜡质，这与 *Gochnatia* 属的几个种明显不同。据细胞学研究报道，白菊木和栌菊木有相同的染色体数目（即 $2n=54$），与其它属（*Ainsliaea* $x=12$，13；*Gerbera* $x=23$，25；*Leibnitzia* $x=23$），以及 *Gochnatia* 模式种 *Goch. vernonioides* 染色体数目（$x=23$）不相同(彭玉兰等，2002；Dalington and Wylie，1955；Carr 等，1999)。我们通过对白菊木和栌菊木胚胎学的比较研究，以及对帚菊木族核基因 ITS 和三个叶绿体片段 *trn*L-F、*rpl*16 和 *ndh*F 的分子系统学研究（未发表资料），参考 Kim（2002）利用 *ndh*F 基因片段的分析结果，均表明白菊木和栌菊木亲缘关系密切，而与美洲的 *Gochnatia* 关系很远，本研究结果同样也支持这一观点。此外，根据 Kim（2002）的同等简约分子树，栌菊木与 *Onoseris*、*Aphyllocladus* 和 *Plazia* 3 个属组成一个单系类群，然而，这个结果在严格一致树上并未得到支持。由本研究结果来看，栌菊木与 *Onoseris* 两个属在气孔器分布及类型、叶表面蜡质的分布状况等均有明显不同。

Bremer（1994）认为 *Gochnatia* 是一个并系。Silvestre-Cqpelato（2001）的孢粉学研究也表明 *Gochnatia* 是一个非自然的类群。我们对该属产于南美 4 个种的叶表皮研究表明，它们的叶表皮特征在种间差异明显，表现在上下表皮细胞垂周壁、气孔器和叶表皮附属物等特征多样化。*Gochnatia* 是一个非自然的类群，但还需要补充更多的资料来进一步证实。

3.2 帚菊属群

所观察的 4 个属叶表皮特征在属间存在一定差异，如 *Myripnois dioica* 与其它几个属在叶表皮细胞垂周壁式样上有明显区别，此外，*Macroclinidium rigidulum* 和 *M. robustum* 2 个种具有双层的气孔外拱盖，与本文研究的所有其它种类不同。我们的结果支持将 *Macroclinidium* 从帚菊属分离成为独立的属的观点，这与 Lin 等（2005）的孢粉学研究结果相吻合。而其余的特征在几个属中交互出现，难以为属间划分提供依据。从气孔的分布来看，*Ainsliaea yunnanensis* 上下表皮均有气孔分布，且其上下表皮细胞垂周壁式样均为在该属中较少见的浅波状，是其中较异质的 1 个种。此外 *Pertya phylicoides* 为环型气孔器，在整个帚菊属群中较为特别。

3.3 扶郎花亚族

关于这个类群的划分，一直以来存在诸多争议，Jeffrey (1967) 从这个复合群中分离出 *Chaptalia*、毛大丁草属和扶郎花属 3 个属，并认为 *Chaptalia* 和毛大丁草属为姐妹群关系。Hansen (1985) 将毛大丁草属并入扶郎花属中，作为扶郎花属下的一个系处理。之后通过形态学的分支分析，Hansen（1990）认为将这些属合并为一个较大的属更为合理，这一观点类似早期 Hoffmann (1890) 的分类处理，但不同的观点也一直存在。吴征镒等（2002）基于形态学特征将分布于中国的广义大丁草分为 3 个属，其中包括已被 Hansen 合并的毛大丁草属，虽然 Brummina（1992)、Wielgrskaja (1995) 和 Mabberley (1997) 未承认毛大丁草属，但这个类群具有明显与扶郎花属区别的特征，与 Jeffrey 的意见一致。

我们研究的 3 个属，其叶表皮特征在属间存在一定差异。大丁草属 3 个种上下表皮均有气孔器分布而与其它两个属明显不同，支持其为独立的属。毛大丁草上表皮细胞垂周壁为波浪状，与其它种明显不同。表皮细胞垂周壁式样、特别是上表皮细胞形态的变化与外部形态、孢粉学性状或地理分布有一定的相关性，因而有较重要的系

统学意义。从形态特征上来看，毛大丁草内层管状二唇形且花葶无苞叶，可以与大丁草属和扶郎花属明显区分开来。此外，我们对毛大丁草的孢粉学研究也表明（Lin 等，2005），其外壁纹饰为大颗粒状突起并与大丁草属和扶郎花属均不尽相同，因此支持将其作为一个独立的属处理；同时，本研究结果也支持这一观点。

致谢　本研究组张书东、郁文彬同学协助采集材料；樊熙楷高级工程师协助电镜实验工作。

〔参　考　文　献〕

程用谦，1996．中国植物志 第 79 卷［M］．北京：科学出版社

Baranova MA，1987．Historical development of the present classification of morphological type of stomatas［J］．*Bot Rev*，**53**：53—79

Baranova MA，1992．Principles of comparative stomatographic studies of flowering plants［J］．*Bot Rev*，**58**：49—99

Bentham G，1873．Notes on the classifcation，history and geographical distribution of the Compositae［J］．*Bot J Linn Soc*，**13**：335—577

Bremer K，1994．Asteraceae：Cladistics and Classification［M］．Portland：Timber Press

Brummitt RK，1992．Vascular plant families and genera［M］．London：Royal Botanic Garden，Kew

Cabrera AL，1971．Revision del genero *Gochnatia*（Compositae）［J］．*Revista Mus La Plata Bot*，**12**（66）：1—160

Carr GD，King RM，Powell AM *et al*.，1999．Chromosome numbers in Compositae．XVIII［J］．*Amer J Bot*，**86**（7）：1003—1013

Darlington CD，Wylie AP，1955．Chromosome atlas of Flowering Plants［M］．London：George Allen & Unwin Ltp，270

Dilcher DL，1974．Approaches to the identification of angiosperm leaf remains［J］．*Bot Rev*，1—157

Freire SE，Katinas L，Sancho G，2002．*Gochnatia*（Asteraceae，Mutisieae）and the *Gochnatia* complex：taxonomic implications from morphology［J］．*Ann MO Bot Gard*，**89**：524—550

Hansen HV，1985．A taxonomic revision of the genus *Gerbera*（*Compositae*，*Mutisieae*）sections *Gerbera*，*Parva*，*Piloselloides*（in Africa），and *Lasiopus*［J］．*Opera Botanica*，**78**：1—36

Hansen HW，1990．Phylogenetic studies in the Gerbera-complex（Compositae，tribe Mutisieae，subtribe Mutisiinae）［J］．*Nord J Bot*，**5**：469—485

Hoffmann O，1890．Compositae［A］．In：Engler A，Prantl K eds．Die Naturlichen Pflanzenfamilien［M］．Berlin：Wilhelm Engelmann Verlag，Leipzig

Jeffery C，1967．Piloselloides In：Cufodontis，Enumeratio Plantarum Aethiopiae，Spermatophytae［J］．*Bull Jard Etat*，**37**：Suppl．：1180

Kim HG，Dennis JL，Jansen RK，2002．Systematic implication of *ndh*F sequence variation in the Mutisieae（Asteraceae）［J］．*Syst Bot*，**3**：598—609

Kubitzki K，2007．The families and genera of vascular plants（eds．）VIII Flowering plants eudicots Asterales［M］．New York：Springer

Lessing，1832．Syn．Gen．Compos．103

Lin NN，Wang H，Li DZ *et al*.，2005．Pollen morphology of eight genera of *Mutisiinae* sensu Bremer（Compositae）from Asia［J］．*J Integrative Plant Biol*，**47**（9）：1036—1046

Marberley DJ，1997．The Plant-Book：A Protable Dictionary of the High Plants．2 ed［M］．Cambridage University Press

Peng YL（彭玉兰），Sun H（孙航），Gu ZJ（顾志建），2002．Cytological study on *Nouelia* and *Leucomeris*［J］．*Acta Bot Yunnan*（云南植物研究），**24**（1）：82—86

Roque N，Silvestre-Capelato MSF，2001．Generic delimitation of *Gochnatia*，*Richterago* and *Ianthopappus*（Compositae-Mutisieae）based on pollen morphology［J］．*Grana*，**40**（4-5）：197—204

Wielgorskaya T，Takhtajan A，1995．Dictionary of Generic Names of Seed Plants［M］．New York：Columbia University Press

Wilkison HP，1979．Anatomy of the dicotyledons．2ed［M］．Oxford：Clarendon Press，97—165

Wu ZY（吴征镒），Peng H（彭华），2002．A revision of *Gerbera* L．ex Cass．（s．lat．）and its distribution in China［J］．*Acta Bot Yunnan*（云南植物研究），**24**（2）：137—146

图　版　说　明

图版Ⅰ：白菊木、栌菊木及其相关属植物叶表皮形态特征。1～4 **白菊木的叶表皮性状**：1，**上表皮**（SEM）；2，**气孔**；3，**下表皮**；4，**上表皮**（LM）。5～8 **栌菊木的叶表皮性状**：5，**上表皮**（SEM）；6，**气孔**；7，**下表皮**；8，**上表皮**（LM）。9～12 *G. hypoleuca* **的叶表皮性状**：9，**上表皮**（SEM）；10，**气孔**；11，**下表皮**，gl：**腺质毛状体**；12，**上表皮**（LM）。13～16 *G. barrosii* **的叶表皮性状，箭头示贮水细胞**：13，**上表皮**（SEM）；14，**气孔**；15，**下表皮**。（**标尺**：1，2，6，10，14 = 10 μm；3，4，7，8，11，13，15 = 50 μm；5，12 = 20 μm；9 = 100 μm）

图版Ⅱ：白菊木、栌菊木相关属、帚菊属群植物叶表皮形态特征。16，*G. barrosii* **的叶表皮性状**：**上表皮**（LM）。17～20 *G. polymorpha* **的叶表皮性状**：17，**上表皮**（SEM），**箭头示乳突**；18，**气孔**；19，**下表皮**；20，**上表皮**（LM）。21～24 *G. vernonioides* **的叶表皮性状**：21，**上表皮**（SEM），**箭头示乳突**；22，**气孔**；23，**下表皮**；24，**上表皮**（LM）。25～27 *Onoseris albicans* **的叶表皮性状**：25，**上表皮**（SEM）；26，**气孔**；27，**下表皮**。28～30 **异花兔儿风的叶表皮性状**：28，**上表皮**（LM）；29，**下表皮**；30，**气孔**。（**标尺**：16，19，20，23，27，28，29 = 50 μm；17，18，21，25 = 100 μm；22，24，26，30 = 10 μm）

图版Ⅲ：帚菊属群植物叶表皮形态特征。31～34 **云南兔儿风的叶表皮性状**：31，**上表皮**（LM）；32，**下表皮**；33，**上表皮**（SEM）；34，**气孔**。35～38 **灯台兔儿风的叶表皮性状**：35，**上表皮**（LM）；36，**下表皮**；37，**上表皮**（SEM）；38，**气孔**。39～40 **腋花兔儿风的叶表皮性状**：39，**上表皮**（LM）；40，**上表皮**（SEM）。41～44

Macroclinidium rigidulum **的叶表皮性状**：41，**上表皮**（LM），；42，**下表皮**，43，**上表皮**（SEM）；44，**气孔**。45～48 **蚂蚱腿子的叶表皮性状**：45，**上表皮**（LM）。（**标尺**：31，32，35，36，39，40，41，42，43，45 = 50 μm；33，37 = 100 μm；34，38，44 = 10 μm）

图版Ⅳ：**帚菊属群及扶郎花亚族植物叶表皮形态特征**。46～48 **蚂蚱腿子的叶表皮性状**：46，**下表皮**；47，**上表皮**（SEM）；48，**气孔**。49～52 **华帚菊的叶表皮性状**：49，**上表皮**（LM）；50，**下表皮**；51，**上表皮**（SEM）；52，**气孔**。53～55 **针叶帚菊的叶表皮性状**：53，**上表皮**（LM）；54，**下表皮**；55，**气孔**。56～59 **毛大丁草 的叶表皮性状**：56，**上表皮**（LM）；57，**下表皮**；58，**上表皮**（SEM）；59，**气孔**。60～63 **大丁草的叶表皮性状**：60，**上表皮**（LM）。（**标尺**：46，47，49，50，51，53，54，56，57，58，60 = 50 μm；48 = 25 μm；52，55，59 = 10 μm）

图版Ⅴ：**扶郎花亚族植物叶表皮形态特征**。61～63 **大丁草的叶表皮性状**：61，**下表皮**；62，**上表皮**（SEM）；63，**气孔**。64～66 **红缨大丁草的叶表皮性状**：64，**上表皮**（LM）；65，**下表皮**；66，**气孔**。67～69 **钩苞扶郎花的叶表皮性状**：67，**上表皮**（LM）；68，**下表皮**；69，**上表皮**（SEM）。（**标尺**：61，64，65，67，68，69 = 50 μm；62 = 100 μm；63，66 = 10 μm）

Explanation of Plates

Plate Ⅰ: Ad = Adaxial epidermis, Ab = Abaxial epidermis. The leaf epidermal morphology of *Leucomeris decora*, *Nouelia insignis* and some related genera. 1 - 4 Epidermal morphology of *Leucomeris decora* (SEM and LM): 1, Ad (SEM); 2, Stoma; 3, Ab; 4, Ad (LM). 5 - 8 Epidermal morphology of *Nouelia insignis* (SEM and LM): 5 Ad (SEM); 6, stoma; 7, Ab; 8 Ad (LM). 9 - 12 Epidermal morphology of *Goch. hypoleuca*: 9, Ad (SEM); 10, Stoma; 11, Ab, gl: grandular trichome; 12, Ad, (LM). 13 - 16 Epidermal morphology of *Goch. barrosii*, arrow show water-storing cell. 13, Ad (SEM); 14, Stoma; 15, Ab. (Scale bar: 1, 2, 6, 10, 14 = 10 μm; 3, 4, 7, 8, 11, 13, 15 = 50 μm; 5, 12 = 20 μm; 9 = 100 μm)

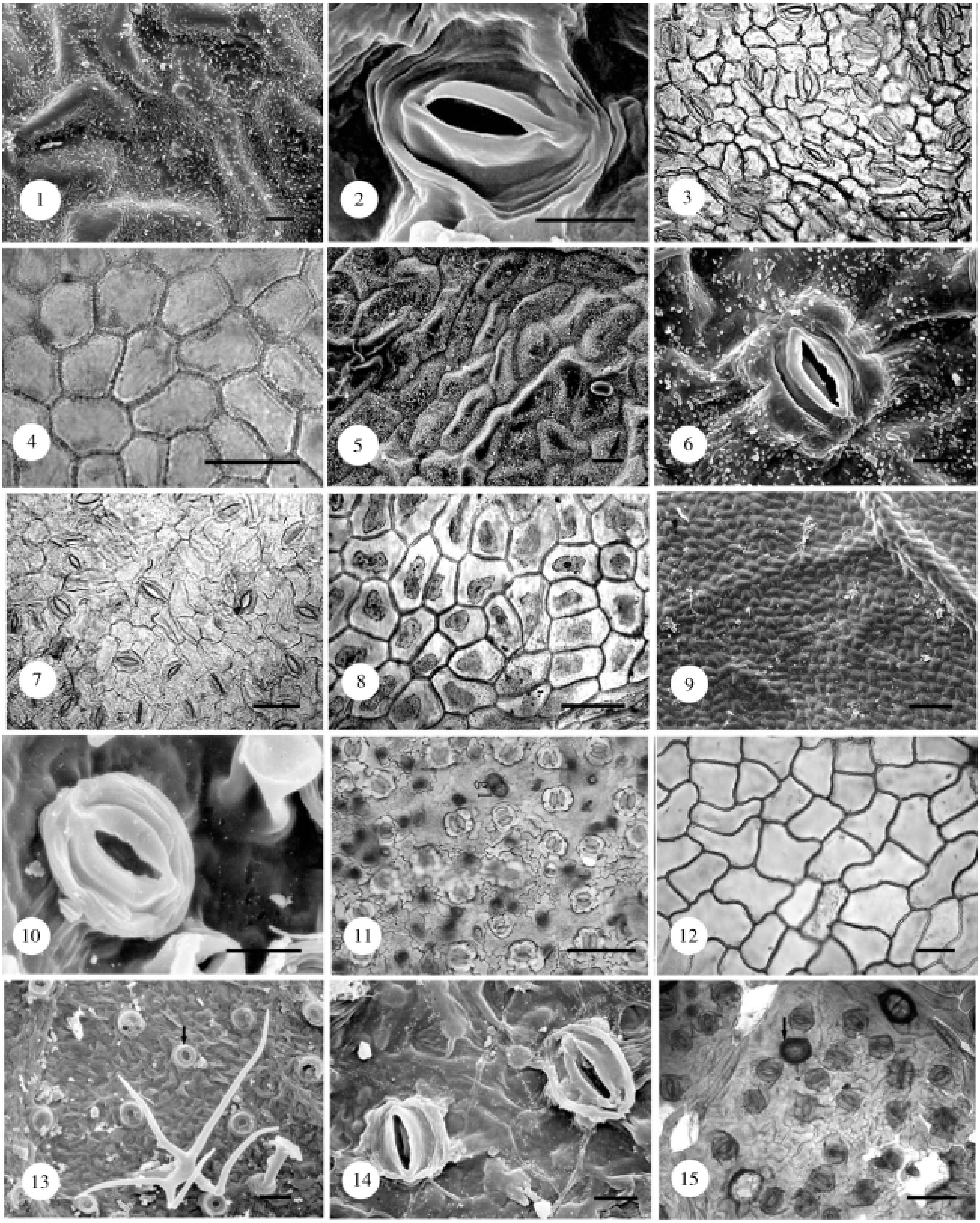
Plate Ⅱ: The leaf epidermal morphology of some related genera of *Leucomeris decora* and *Nouelia insignis*. 16, Ad (LM) of *Goch. barrosii*. 17 - 20 Epidermal morphology of *Goch. polymorpha* 17, Ad (SEM), arrow show papilla; 18, Stoma; 19, Ab; 20, Ad (LM). 21 - 24 Epidermal morphology of *Goch. vernonioides*: 21, Ad (SEM), arrow show papilla; 22, Stoma; 23, Ab; 24, Ad (LM). 25 - 27 Epidermal morphology of *Onoseris albicans*: 25, Ad (SEM); 26, Stoma; 27, Ab. 28 - 30 Epidermal morphology of *Ainsliaea*. heterantha: 28, Ad (LM); 29, Ab; 30, Stoma. (Scale bar: 16, 19, 20, 23, 27, 28, 29 = 50 μm; 17, 18, 21, 25 = 100 μm; 22, 24, 26, 30 = 10 μm)

Plate Ⅲ: The leaf epidermal morphology of *Pertya* group. 31 - 34 Epidermal morphology of *A. yunnanensis*: 31, Ad (LM); 32, Ab; 33, Ad (SEM); 34, Stoma. 35 - 38 Epidermal morphology of *A. macroclinidioides*: 35, Ad (LM); 36, Ab; 37 Ad (SEM); 38, Stoma. 39 - 40 Epidermal morphology of *A. pertyoides*. 39, Ad (LM); 40, Ad (SEM). 41 - 44 The leaf epidermal morphology of *Macroclinidium rigidulum*: 41, Ad (LM); 42, Ab; 43 Ad (SEM); 44, Stoma. 45 - 48 The leaf epidermal morphology of *Myripnois dioica*: 45, Ad (LM). (Scale bar: 31, 32, 35, 36, 39, 40, 41, 42, 43, 45 = 50 μm; 33, 37 = 100 μm; 34, 38, 44 = 10 μm)

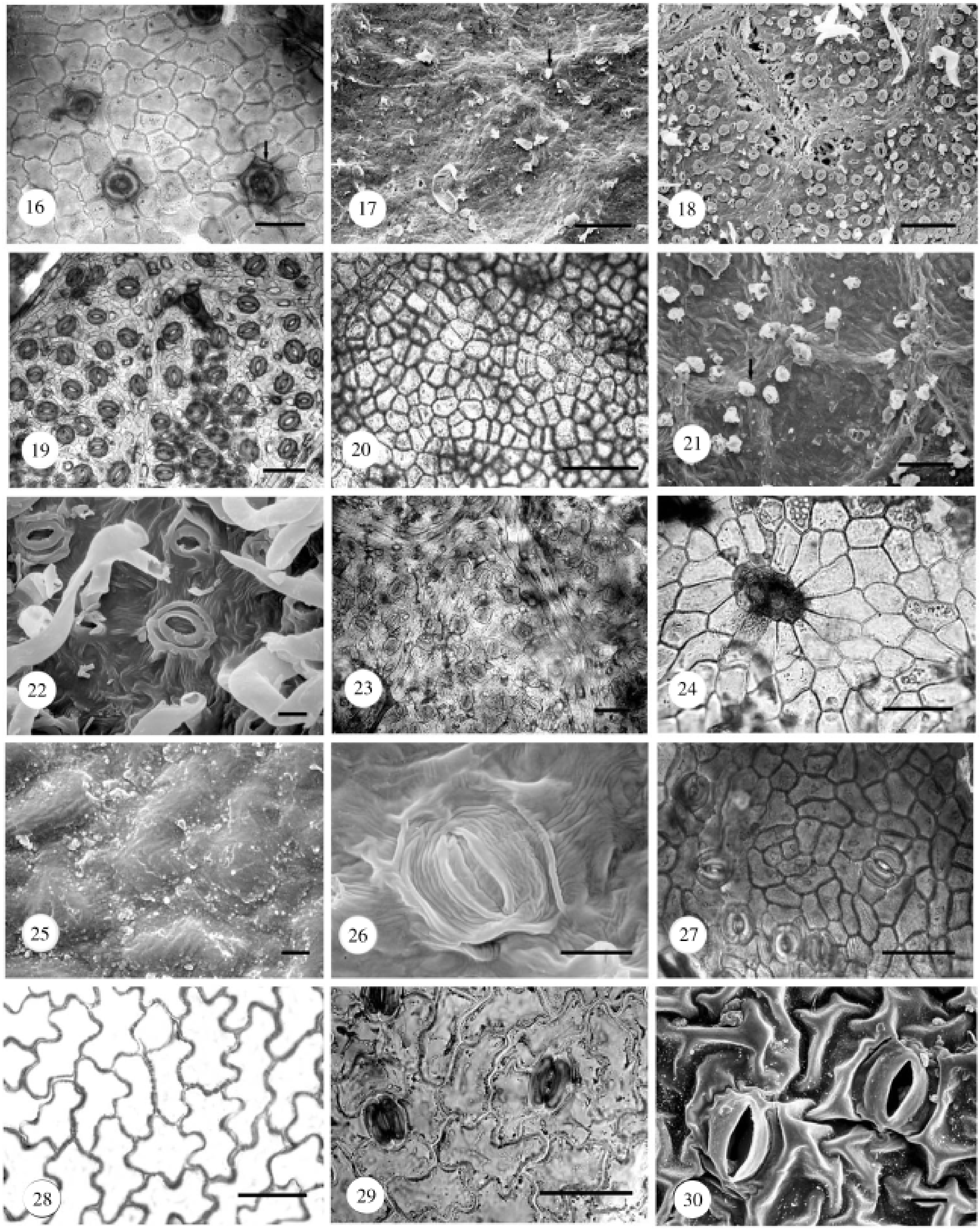
Plate Ⅳ: The leaf epidermal morphology of *Pertya* group and Subtribe *Gerberinae*. 46 - 48 The leaf epidermal morphology of *Myripnois dioica*: 46, Ab; 47 Ad (SEM); 48, Stoma. 49 - 52 The leaf epidermal morphology of *P. sinensis*: 49, Ad (LM); 50, Ab; 51 Ad (SEM); 52, Stoma. 53 - 55 The leaf epidermal morphology of *P. phylicoides*: 53, Ad (LM); 54, Ab; 55, Stoma. 56 - 59 The leaf epidermal morphology of *Gerbera piloselloides*: 56, Ad (LM); 57, Ab; 58, Ad (SEM); 59, Stoma. 60 - 63 The leaf epidermal morphology of *Leibnitzia anandria*: 60, Ad (LM). (Scale bar: 46, 47, 49, 50, 51, 53, 54, 56, 57, 58, 60 = 50 μm; 48 = 25 μm; 52, 55, 59 = 10 μm)

Plate Ⅴ: The leaf epidermal morphology of Subtribe *Gerberinae*. 61 - 63 The leaf epidermal morphology of *Leibnitzia anandria*: 61, Ab; 62 Ad (SEM); 63, Stoma. 64 - 66 The leaf epidermal morphology of *L. ruficoma*: 64, Ad (LM); 65, Ab; 66, Stoma. 67 - 69 The leaf epidermal morphology of *Gerbera delavayi*: 67, Ad (LM); 68, Ab; 69 Ad (SEM). (Scale bar: 61, 64, 65, 67, 68, 69 = 50 μm; 62 = 100 μm; 63, 66 = 10 μm)

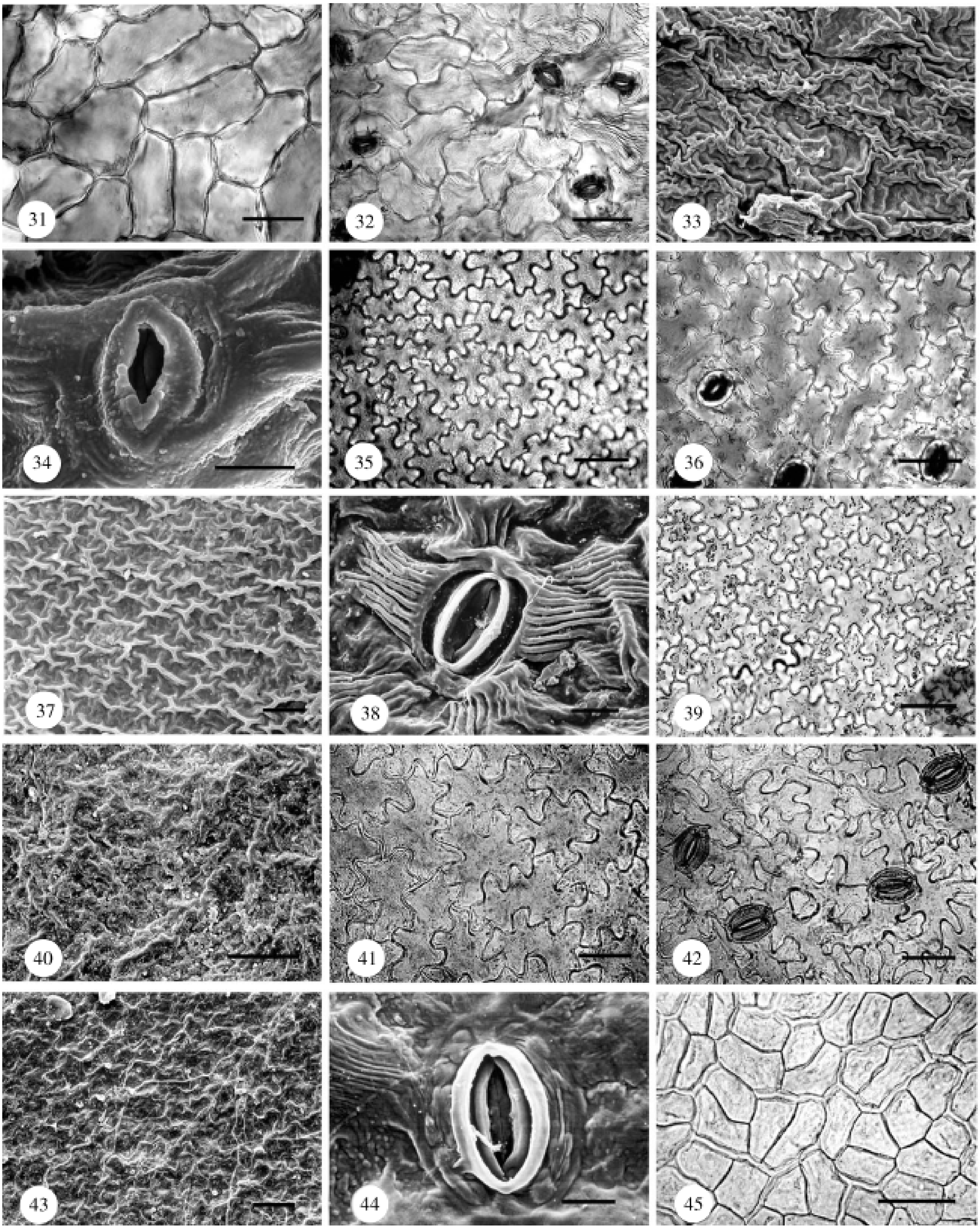
林娜娜等：图版 I　　LIN Na-Na *et al*.: Plate I



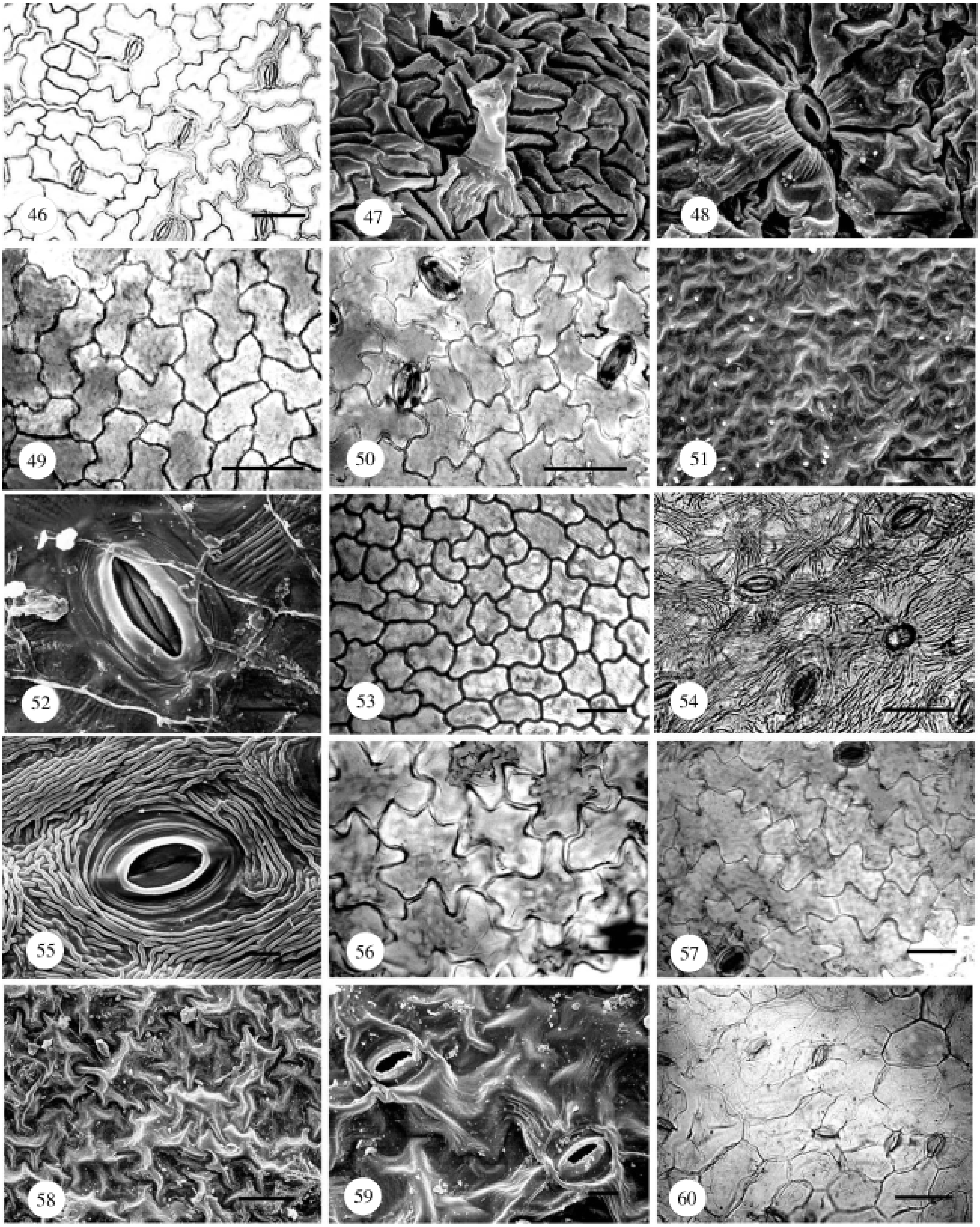
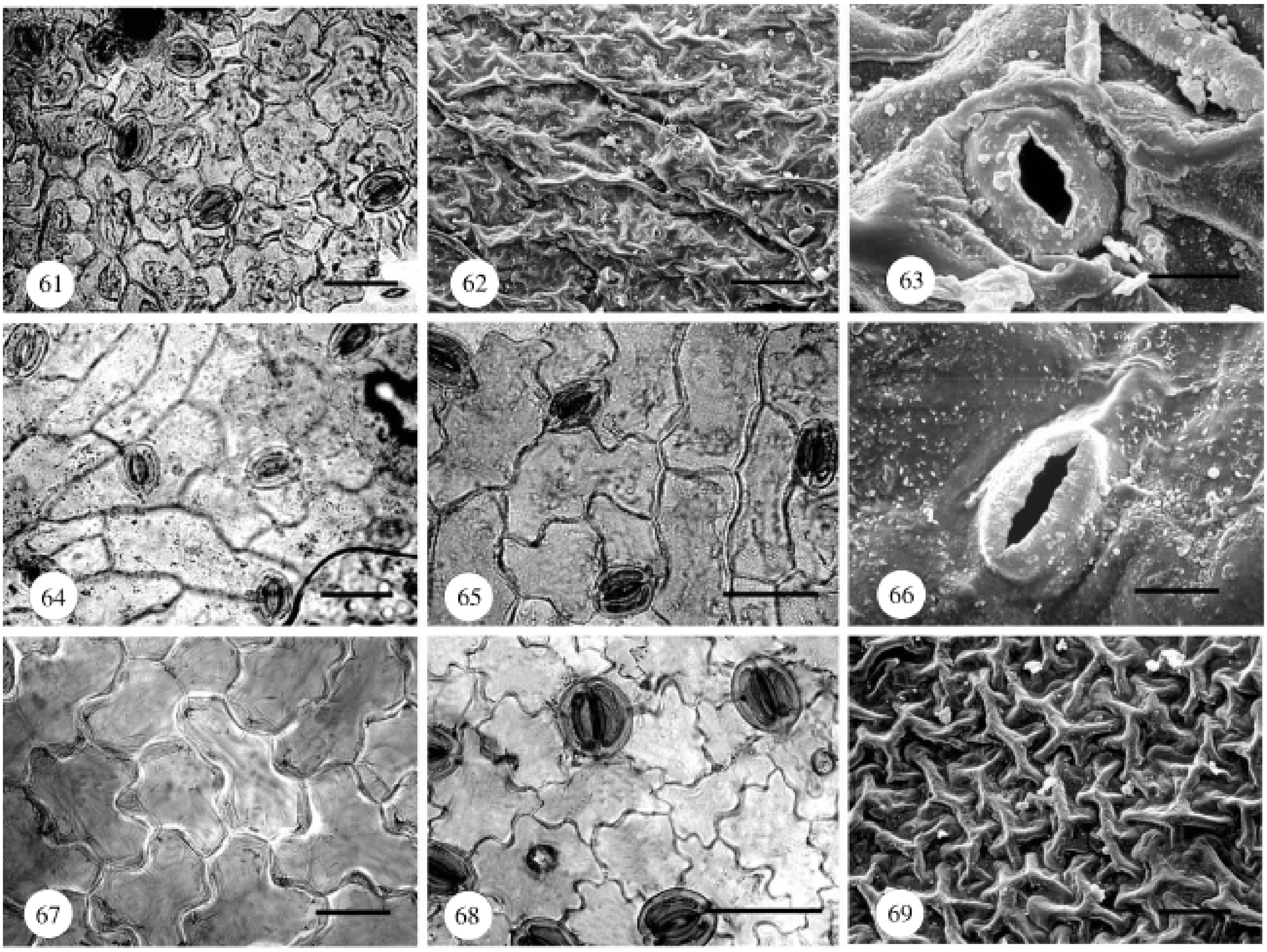
林娜娜等: 图版II LIN Na-Na *et al*.: Plate II



林娜娜等：图版Ⅲ　　LIN Na-Na *et al*.: Plate Ⅲ



林娜娜等：图版Ⅳ LIN Na-Na *et al*.: Plate Ⅳ



林娜娜等：图版 V LIN Na-Na *et al*.: Plate V